Mitt. Bot. München	Band V	p. 653-674	31.10.1965

ZUR ZYTOTAXONOMIE DER ANDROSACE-VITALIANA-DOUGLASIA-VERWANDTSCHAFT

von

A. KRESS

Aus dem Botanischen Garten München

Obwohl der Androsace - Verwandtschaft in den letzten Jahren mehrere Arbeiten gewidmet wurden, blieb vieles offen. Die vorliegende Untersuchung will vor allem die umstrittenen Verwandtschaftsverhältnisse zwischen Aretia, Dicranothrix, Vitaliana und Douglasia einer Klärung näher bringen.

Die Untersuchungen wurden am Institut für Systematische Botanik der Universität München begonnen. Herrn Professor Dr. H. Merxmüller darf ich für die von Anfang an gebotenen Arbeitsmöglichkeiten, Herrn Professor Dr. L. Brauner für die Gelegenheit zur Fortführung der Arbeit danken.

Zytologische Beobachtungen

Das vom Botanischen Garten München bezogene Material wurde zum größten Teil mit 8-Oxy-Chinolin oder α-Brom-Naphthalin vorbehandelt. Nach Fixierung in einem Gemisch von Alkohol und Eisessig (9 : 1) wurde mit Karminessigsäure gefärbt.

Sektion Samuelia Schlechtd.

Androsace rotundifolia Hardw.

Die zwei untersuchten Pflanzen gehörten einer Form mit ganzrandigen, lineallanzettlichen Brakteen, drüsenlosen Blütenstielen und wenig zugespitzten Blattabschnitten an.

In den Metaphasen I ihrer Pollenmutterzellen lagen die Bivalente in der Regel zu dicht um eine Auswertung zuzulassen. Wo ihre Anordnung eine Analyse ermöglichte, waren mehrfach bis zu drei Bivalente miteinander verbunden (verklebt?). In den Diakinesen traten nur vereinzelt Univalente auf. Die Pollentetraden ließen keine Störungen erkennen. Die Pflanzen setzten aber - auf Grund von Inkompatibilitätserscheinungen? - nur wenig Samen an.

Die Auswertung zahlreicher Mitose- und Meiosestadien ergab für beide Exemplare den Wert 2n = 20. Die Chromosomen waren groß (vergl. Abb. a); die Interphasekerne zeigten meist ein stark färbbares Chromatinnetz.

Sektion Chamaejasme Koch [x)]

Androsace foliosa Duby

An somatischen Mitosen und an Metaphasen von Pollenmutterzellen wurden 2n = 20 große Chromosomen gezählt. Die Interphasekerne zeigten ein stark färbbares Chromatinnetz.

Androsace lanuginosa Wall.

Einige Pollenmutterzellen in Metaphase I ließen je 10 Bivalente erkennen. Die Chromosomen der somatischen Metaphasen waren lang, die Interphasekerne stark färbbar.

---

x) Wenn sich Androsace villosa L. (vergl. SCHWARZ, 1963, p. 38) gegenüber A. maxima L. (vergl. KOCH 1857, p. 276) als die ältere Typus-Art der Gattung erweist, muß der Name Chamaejasme durch Androsace ersetzt werden.

Androsace sempervivoides Jacquem.

FAVARGER (1958) fand hier 2n = 20 Chromosomen. Für eine Pflanze aus dem Botanischen Garten München konnte die gleiche Zahl an somatischen Mitosen nachgewiesen werden. Die Chromosomen waren groß, die Interphasekerne stark färbbar.

Androsace spinulifera Knuth

Die Chromosomenzahl wurde an somatischen Mitosen zu 2n = 20 bestimmt. Kerntyp und Chromosomengröße verhielten sich wie bei A. foliosa.

Androsace villosa L.

In mehreren Zellen eines jungen Blattes wurden 2n = 20 Chromosomen gezählt. Den gleichen Wert fanden bereits GUINOCHET und QUEZEL (nach FAVARGER) sowie FAVARGER (1958).

Sektion Aretia (L.) Koch einschließlich der Subsektion Dicranothrix Hand.-Mazz. ex Kress

Die europäische Aretia-Dicranothrix-Gruppe konnte bereits an anderer Stelle eingehend besprochen werden (KRESS, 1964). Wie FAVARGER (1958) klarstellte, haben die Aretien sehr kleine Chromosomen und nur in wenigen Chromozentren färbbare Interphasekerne. Die Chromosomenzahlen betragen bei den eigentlichen Aretien 2n = 40 und 2n = ca. 80, bei den Dicranothrix-Arten 2n = 38 oder etwa das Doppelte (FAVARGER 1958; KRESS 1964).

Die bislang bei den Aretien untergebrachte Androsace arctica Cham. & Schlechtd. wird besser in die folgende Sektion eingereiht und daher dort besprochen.

Sektion Douglasia (Lindl.) Wendelbo

Androsace arctica Cham. & Schlechtd. (nicht identisch mit Douglasia arctica Hooker!)

An vier Exemplaren wurde die Chromosomenzahl zu 2n = 38 bestimmt. Die Chromosomen waren klein; die Interphasekerne

färbten sich in günstigen Präparaten blaß netzig.

Androsace laevigata (Gray) Wendelbo

Zählungen an vorbehandelten Wurzelspitzen von wenigstens zwei Pflanzen führten zu dem Ergebnis 2n = 38. In Pollenmitosen I eines weiteren Exemplares fanden sich n = 19 Chromosomen. Die Interphasekerne färbten sich häufig blaß netzig.

Androsace montana (Gray) Wendelbo

Von den zahlreichen angetroffenen Wurzelspitzenmitosen mehrerer Pflanzen ließen die günstigsten um 38 Chromatinteilchen unterscheiden. Einige Chromosomen etwa doppelter Größe erschwerten die Zählung und machten durch ihre Verdacht erregende Form die Deutung des einzelnen Teilungsstadiums unsicher. Da aber nie 40 voneinander völlig isolierte Chromatinteilchen auftraten, konnte dieser Wert mit großer Wahrscheinlichkeit ausgeschlossen und die Chromosomenzahl 2n = 38 weitgehend gesichert werden. In mehreren (vorbehandelten) Zellen waren zwei stark abgesetzte, mittelgroße Satelliten sichtbar. Die Interphasekerne färbten sich in günstigen Präparaten schwach netzig oder in zahlreichen peripheren Chromozentren.

Androsace nivalis (Lindl.) Wendelbo

Da nur in beschränktem Umfang Material zur Verfügung stand, konnte die Chromosomenzahl 2n = 40 nicht mit völliger Sicherheit ausgeschlossen werden. Nach den günstigsten der beobachteten Stadien ist jedoch zu vermuten, daß die Chromosomenzahl ebenfalls 2n = 38 ist.

Sektion Vitaliana (Sesler) Wendelbo

Androsace vitaliana (L.) Lap. var. sesleri (Buser ex Sünderm.) Kress: vergl. unten

CHIARUGI (1930) fand bei Material aus den Venetianischen Alpen 2n = 32 Chromosomen. Proben aus dem Botanischen Garten München ergaben den Wert 2n = 40. Die Chromosomen waren klein, die Interphasekerne sehr heterochromatinarm.

FAVARGER (1958; 1965) zählte an Sippen der Walliser und Cottischen Alpen ebenfalls 2n = 40. SCHWARZ (1963) fand an

Gartenmaterial westalpiner Herkunft 2n = 80 Chromosomen. Die Angabe von CHIARUGI dürfte auf einer Fehlinterpretation basieren.

Zusammenfassung der zytologischen Ergebnisse

Androsace	rotundifolia Hardw.	2n = 20	
"	foliosa Duby	2n = 20	
"	lanuginosa Wall.	2n = 20	
"	sempervivoides Jacquem.	2n = 20;	FAVARGER (1958) 2n = 20
"	spinulifera Knuth	2n = 20	
"	villosa L.	2n = 20;	FAVARGER (1958) 2n = 20, GUINOCHET & QUEZEL (1954) 2n = 20
"	arctica Cham. & Schlchtd.	2n = 38	
"	laevigata Wendelbo	2n = 38	
"	montana Wendelbo	2n = 38	
"	nivalis Wendelbo	2n = ca. 38	
"	vitaliana var. sesleri Kress	2n = 40;	CHIARUGI (1930) 2n = 32.

In seiner für die Zytotaxonomie der Gattung Androsace grundlegenden Arbeit zeigt FAVARGER (1958), daß sich die Androsace-Sippen nicht nur in Grundzahl und Polyploidiestufe, sondern auch in Chromosomengröße und Färbbarkeit der Interphasekerne unterscheiden. Die bisher untersuchten Samuelia- und Chamaejasme-Arten haben alle 2n = 20 große Chromosomen; ihre Interphasekerne färben sich, soweit bekannt, meist stark netzig an. Dicranothrix, Aretia und Vitaliana sind durch kleine Chromosomen gekennzeichnet. Die Interphasekerne dieser Sippen färben sich nur in einzelnen, meist dem Nukleolus anliegenden Chromozentren. Aretia und Vitaliana sind tetra- oder oktoploid, Dicranothrix ist

Abbildungen:

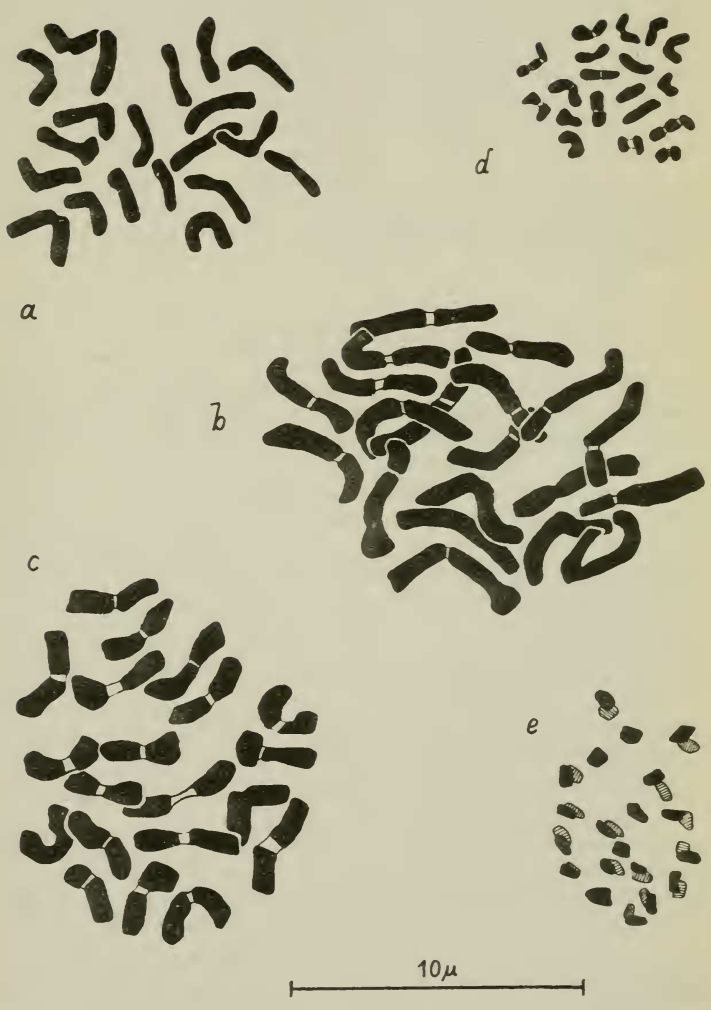
a) Androsace (Samuelia) rotundifolia Hardw.; somatische Metaphase: 2n = 20

b) Androsace (Chamaejasme) foliosa Duby; somatische Metaphase: 2n = 20

c) Androsace (Chamaejasme) spinulifera Knuth; somatische Metaphase: 2n = 20

d) Androsace (Douglasia) laevigata Wendelbo; 1. Mitose eines Pollenkornes: n = 19

e) Androsace (Vitaliana) vitaliana var. sesleri Kress; Metaphase I einer Pollenmutterzelle: 2n = 40.


a
b
c
d
e
10μ

hypotetra- und hypooktoploid. Bei den Douglasien sind die Interphasekerne unter günstigen Bedingungen - wenigstens nach Vorbehandlung mit 8-Oxy-Chinolin - schwach netzig oder in zahlreichen peripheren Chromozentren färbbar. Bei den ursprünglichen Douglasien sind die Prophase- und Metaphasechromosomen anscheinend etwas länger als bei den Aretia-, Dicranothrix- und Vitaliana-Sippen; sie bleiben dabei aber deutlich kleiner als die Chamaejasme-Chromosomen. SCHWARZ (1963) gibt für Douglasia die Chromosomenzahl 2n = 40 an. Die von mir genauer untersuchten Exemplare dreier Douglasia-Sippen - die Sektion umfaßt sieben oder acht Arten - haben alle 2n = 38 Chromosomen.

Taxonomische Ergebnisse

Über Gliederung und Umfang der Gattung Androsace bestehen die verschiedensten Auffassungen. Zur Beurteilung der Verwandtschaftsverhältnisse werden in Tabelle I die zur Unterscheidung der Gruppen wichtigen Merkmale in ihrer Verteilung auf die Gattungen bzw. Sektionen zusammengestellt. Tabelle II gibt die Anzahl der Merkmale an, in denen je zwei Gruppen übereinstimmen. Diese Tabelle soll keine pseudoexakte Berechnung bieten, sondern lediglich den Überblick erleichtern. Ich bin mir bewußt, daß nicht jedem Merkmal die gleiche taxonomische Bedeutung zugerechnet werden kann, einmal, weil die genetische Konstruktion der meisten Eigenschaften nicht bekannt ist und daher eine Aufteilung in einfachste Einheiten von vorne herein undurchführbar ist, dann, weil Mutationsraten verschieden hoch sind, überdies, weil die Selektion nicht gleichmäßig wirkt und von vielen Zufällen abhängig ist und schließlich vor allem, weil die Merkmale wechselndes phylogenetisches Alter haben.

Die Vielgestaltigkeit der Gattung Primula macht sich in den Tabellen störend bemerkbar: fast alle aufgeführten Charaktere kommen in irgend einer Primelsektion vor. Nach ihren Merkmalskombinationen dürfen aber nur Dionysia und Samuelia als unmittelbar mit Primula verwandt gelten.

Samuelia Schlechtd.

Als die primitivste Sektion der Gattung Androsace darf Samuelia gelten, da sie sich unmittelbar an Primula an-

schließt (KNUTH 1905). Mit ihrer Chromosomenzahl n = 10 vermittelt sie zwischen den Primeln der Sektion Monocarpicae (= Malacoides: n = 9) und den Arten der Cortusoides- Verwandtschaft (n = 11; 12; 13), mit denen sie morphologisch durch die gleiche Blattform verbunden ist. Auch in ihren annähernd isodiametrischen, nicht ausgeprägt prolaten Pollenkörnern steht diese Gruppe den Primeln näher als alle anderen Androsace-Sektionen.

Chamaejasme Koch

Die Sektion Chamaejasme schließt sich nach KNUTH (1905) Samuelia aufs engste an. Zytologisch besteht nach den bisherigen Kenntnissen kein Unterschied. Samuelia und Chamaejasme (ohne Dicranothrix) sind durch große Chromosomen und stark netzig färbbare Interphasekerne verbunden. Bisher sind aus beiden Sektionen nur diploide Sippen der Grundzahl x = 10 bekannt. Inwieweit die Sektion Chamaejasme einheitlich ist und inwiefern sich Sippen auffinden lassen, die den Anschluß der folgenden Sektionen erleichtern, muß vorerst offen bleiben.

Dicranothrix Hand.-Mazz.

Die bislang in der Sektion Chamaejasme untergebrachten Dicranothrix- Arten sind nach FAVARGER (1958) durch ihre viel kleineren, in höherem Polyploidiegrad vorliegenden, heterochromatinarmen Chromosomen und ihre Sternhaare deutlich von den Chamaejasme - Sippen verschieden. Die Drüsenhaare der Dicranothrix - Arten tragen zudem wie die der Aretien je eine eiförmige Endzelle, während die Drüsenköpfe der Chamaejasme - Haare eher breiter als lang und meist (bisherige Ausnahme?: Androsace sempervivoides) durch Längsteilung zwei- oder mehrzellig sind (nachgeprüft an Androsace carnea L., A. hedraeantha Griseb., A. lactea L., A. obtusifolia All., A. pyrenaica Lam., A. chamaejasme Host, A. foliosa Duby, A. lanuginosa Wall., A. sarmentosa Wall., A. spinulifera Knuth, A. strigillosa Franch., A. villosa L.).

Die gleichen Merkmale, welche die Dicranothrix-Gruppe von Chamaejasme scheiden, verbinden sie mit Aretia, von der sie nur durch Hypoploidie und doldige Blütenstände getrennt ist. Wie nahe sich Aretia s. str. und Di-

Tabelle I

Die wichtigsten Unterscheidungs-Merkmale in ihrer Verteilung auf die Gruppen

	Dionysia	Primula	Samuelia	Chamaejasme	Dicranothrix	Aretia	Douglasia	Vitaliana
Blätter groß + Blätter klein -	pp	pp	pp	pp	-	-	-	-
Blätter vorne breit abgerundet + Blätter ± spitz -	+	pp	+	-	-	-	-	-
Köpfe der Drüsenhaare einzellig + Köpfe der Drüsenhaare mehrzellig -	+	+	+	-	+	+	+	+
ohne verzweigte Haare + mit verzweigten Haaren -	+	(±)	+	+	-	-	-	-
Blüten in Dolden oder Wirteln + Blüten einzeln -	pp	pp	+	pp	pp	-	pp	-
Blüten in den Achseln von Brakteen + Blüten einzeln in den Achseln von Rosettenblättern -	+	(±)	+	+	pp	-	+	-
Kronen rot bis blau oder weiß, oft mit gelbem Schlund + Kronen ganz gelb -	pp	pp	+	pp	+	+	+	-
Kronröhre kurz + Kronröhre lang -	-	pp	+	+	+	+	±	-
Krone ohne Schlundschuppen + Krone mit Schlundschuppen -	+	pp	-	-	-	-	-	-
Pollenkörner oblat bis schwach prolat + Pollenkörner ausgeprägt prolat -	+	+	+	-	-	-	-	-
Pollenkörner tricolporat + Pollenkörner stephanocolpat -	-	pp	+	+	+	+	+	+
ausgeprägt heterostyl + homostyl -	+	pp	-	-	-	-	pp	+
ausgeprägt heteropalyn und heteranther + nicht ausgeprägt heteropalyn und heteranther -	+	pp	-	-	-	-	-	-
x = 10 + x = 19 -	+	p+	+	+	-	+	-	+
"diploid" + (hypo-)polyploid -	+	pp	+	+	-	-	-	-
Chromosomen groß, Interphasekerne stark netzig + Chromosomen klein, Interphasekerne mit einzelnen Chromozentren -	(±)	pp	+	+	-	-	±	-

(p = partim)

Tabelle II

Zahl der übereinstimmenden Merkmale aus Tabelle I

	Vitaliana	Douglasia	Aretia	Dicranothrix	Chamaejasme	Samuelia	Primula
Dionysia	7,5	7,5	5,5	5,5	7,5	10,5	16
Primula	15	14	15	14	14	16	
Samuelia	6	10	9	10	13		
Chamaejasme	9	11	11	11			
Dicranothrix	12	15	15				
Aretia	13	13					
Douglasia	12						

cranothrix stehen, wird auch daraus deutlich, daß die am stärksten abgeleitete Dicranothrix-Sippe, Androsace pyrenaica Lam., bis in die jüngste Zeit zu den Aretien im engeren Sinn gerechnet wurde (vergl. KRESS, 1964). Dicranothrix wird also besser zu Aretia als zu Chamaejasme gestellt.

Aretia (L.) Koch

Die europäischen Aretien, gekennzeichnet durch brakteenlose, axilläre Einzelblüten, gelten gegenwärtig meist als Androsace-Arten. In neuerer Zeit setzen sich außer CHIARUGI (1930) auch MAYER (1956) und SCHWARZ (1963) für die Wiedererrichtung der LINNE'schen Gattung gleichen Namens ein. CHIARUGI (1930) argumentiert mit einer Falschzählung. MAYER (1956) führt morphologische Gründe an: Aretia einerseits hat Einzelblüten, wenige Samenanlagen, kleine Blätter; Androsace andererseits mit Brakteen versehene Dolden, mehrminder zahlreiche Samenanlagen und größere Blätter. Jedoch geben weder Blattgröße noch Zahl der Samenanlagen durchgreifende Unterschiede. SCHWARZ (1963) vermutet, die Blätter der Aretien möchten den Brakteen der Chamaejasme-Arten entsprechen. Diese Deutung würde die Eigenständigkeit der Aretien überaus betonen. Jedoch entspringen bei Androsace ebneri Kerner (Aretia-Dicranothrix-Bastard) wie bei A. lactea L. (Sektion Dicranothrix) und A. erecta Maxim. (Sektion Androsace) Doldenschäfte und brakteenlose Einzelblüten aus anscheinend gleichwertigen Blattachseln. Es ist gekünstelt, hier die (Rosetten-) Blätter soweit sie Einzelblüten stützen als Brakteen, soweit sie Dolden tragen als Grund- oder Laubblätter zu bezeichnen, zumal wenigstens bei A. erecta die Dolden über den Einzelblüten inseriert sind. Die genannten Beispiele lassen vielmehr vermuten, daß hier die Tragblätter der Einzelblüten den Tragblättern der Dolden gleichwertig sind. Die einzelblütigen Aretien stehen den doldentragenden Androsace-Sippen also nicht fremd gegenüber, sondern sind über (die amphidiploide ?) A. lactea und die keineswegs chimärische Hybride A. ebneri mit Dicranothrix verbunden. Da Dicranothrix, wie bereits ausgeführt, Aretia viel näher steht als Chamaejasme, ist es nicht sinnvoll, Aretia als Gattung abzutrennen, dabei aber Dicranothrix bei Androsace zu belassen.

KNUTH (1905) vermengte in seiner Sektion Aretia euro-

päische und asiatische Arten, Sippen mit axillären Einzelblüten und Sippen mit (immer?) terminalen - durch Brakteen gekennzeichneten - reduzierten Dolden. Von den asiatischen "Aretien" ist bisher nur die im Gebiet der Beringstraße heimische Androsace arctica zytologisch untersucht. Diese Art hat kleine, schmale Blätter, Sterntrichome, Drüsenhaare mit einzelligen, schlank eiförmigen (allerdings gefärbten) Köpfen wie die europäischen Aretien. SCHISCHKIN und BOBROW (1952) belassen sie also nicht ohne guten Grund bei Aretia. Doch stehen bei A. arctica die Einzelblüten wenigstens zum größeren Teil terminal, nicht axillär (neben terminalen auftretende seitenständige Blüten sind vielleicht nur übergipfelte terminale), auf Stielen, die durch normalerweise deutlich erkennbare Brakteen gegliedert sind. Weiter zeigen die Interphasekerne bei A. arctica eine schwach netzige Struktur, nicht wie bei den europäischen Aretien einzelne Chromozentren, die zumeist dem Nukleolus anliegen. Die Chromosomenzahl ist überdies 2n = 38 nicht 2n = 40. A. arctica unterscheidet sich also von den europäischen Vertretern der Sektion Aretia in wichtigen Merkmalen. Auch die übrigen von KNUTH (1905) zu den Aretien gerechneten asiatischen Sippen dürften - wie schon die große Disjunktion vermuten läßt - nicht in engerem phylogenetischen Zusammenhang mit den europäischen stehen. Sie differieren, soweit die Beschreibungen erkennen lassen, noch stärker von ihnen als A. arctica: HANDEL-MAZZETTI (1927) reiht die von ihm behandelten chinesischen "Aretien" KNUTHS in verschiedene Chamaejasme-Untergruppen ein. Die Subsektion Aretia wird also besser auf die geschlossene Gruppe der einzelblütigen europäischen Arten beschränkt.

Douglasia (Lindl.) Wendelbo

Androsace arctica hat ihre nächste Verwandte in A. ochotensis Willd. (SCHISCHKIN und BOBROW 1952). HULTEN (1948) setzt beide sogar synonym. A. ochotensis ist ihrerseits den reduzierten Douglasien, namentlich A. constancei Wendelbo (= Douglasia gormanii Constance) überaus ähnlich, so daß leicht Verwechslungen unterlaufen (HULTEN 1948). HULTEN nennt als einzigen Unterschied zwischen diesen, verschiedenen Gattungen zugeordneten Arten geringfügige Differenzen in der Länge der Kronröhren. Der morphologischen Übereinstimmung entspricht eine zytologische: A. arctica gleicht den untersuchten Douglasien in Chromosomenzahl, Chromosomen-

größe und Färbbarkeit der Interphasekerne. Sie wird am besten mit wahrscheinlich vorhandenen homostylen Douglasien [A. americana Wendelbo (= Douglasia arctica Hooker)?, A. constancei Wendelbo (= Douglasia gormanii Constance)? und anderen ?] zu einer Subsektion zusammengefaßt und damit der Sektion Douglasia eingeordnet. A. arctica muß innerhalb dieser Gruppe als eine stark abgeleitete Art gelten. Auch ihr hocharktisches Areal dürfte im Vergleich zu dem der ursprünglichen Douglasien jung sein.

Zwischen Douglasia (Nordamerika, östlichstes Sibirien) und Dicranothrix besteht eine auffallende Ähnlichkeit. Bemerkenswert ist vor allem, daß in beiden Gruppen die gleiche Chromosomenzahl 2n = 38 herrscht. Da die Douglasien wahrscheinlich nicht alle heterostyl sind und nicht durchweg deutlich verlängerte Kronröhren haben, die Dicranothrix - Arten wiederum nicht sämtlich monopodial wachsen (RAUH 1940), fällt es schwer, trennende Unterschiede zu finden. Immerhin scheinen aber bei Douglasia "lange" Kronröhren primitiv zu sein, was für Dicranothrix nicht zutrifft. Wichtige Differenzen bestehen in der Färbbarkeit der Interphasekerne: bei Douglasia färben sie sich in zahlreichen peripheren Chromozentren oder blaß netzig (wechselt innerhalb der Individuen), bei Dicranothrix wie Aretia in einzelnen, meist dem Nukleolus anliegenden Chromozentren. Weiterhin erreichen bei den Douglasien die Chromosomen in manchen Prophasen und Metaphasen eine Länge, wie sie bei Dicranothrix - Arten nicht mehr zu beobachten ist. Schließlich übertreffen nach den Angaben bei WENDELBO (1961 b) die Pollenkörner der Douglasien trotz gleicher oder etwa halber Chromosomenzahl jene der Dicranothrix - Arten deutlich an Größe.

Von Vitaliana unterscheidet sich Douglasia stark durch die terminalen Dolden violetter Blüten, den Karyotyp und das weit entfernte Areal. Vitaliana ist in ihrer Chromosomenzahl (2n = 40), Douglasia in Floreszenzbau, Blütenfarbe, Chromosomengröße und Heterochromatinanteil primitiver. Keine der beiden Gruppen kann von der anderen abgeleitet werden.

Vitaliana (Sesler) Wendelbo

Die systematische Stellung von Vitaliana ist besonders stark umstritten. KNUTH (1905) zieht diese europäische Sippe zu den nordamerikanischen Douglasien. L. CONSTANCE (1938)

findet im Blütenbau der genannten Gruppen keinen Unterschied und leitet Vitaliana von Douglasia ab. BUSER (nach SÜNDERMANN, 1916) dagegen möchte die beiden Formenkreise als Gattungen geschieden wissen. Auch LÜDI (1927) nimmt keine näheren Beziehungen zwischen Vitaliana und Douglasia an; Vitaliana steht nach ihm zwischen Primula und Androsace. CHIARUGI (1930) wiederum meint, daß Vitaliana nicht viel mit Primula zu tun hat, aber zwischen Dionysia (Kleinasien) und Douglasia vermittelt. FAVARGER (1958) nimmt ebenfalls an, daß Vitaliana nicht enger mit Primula verwandt ist; Zusammenhänge mit Dionysia schließt er freilich nicht aus. FAVARGER betont vor allem die große Ähnlichkeit mit den europäischen Aretien. SCHÄPPI (1934) leitet die Vitaliana-Blüte wegen ihres Griffelbaues vom Androsace-Blütentyp ab. ERDTMAN (1952), WENDELBO (1961 b) und SPANOWSKY (1962) finden bei Vitaliana den gleichen Pollentyp wie bei den Aretia- und Chamaejasme-Arten, einen Typ, der weder bei Primeln, noch bei Dionysien auftritt. SCHWARZ (1963) jedoch stellt wieder die Verwandtschaft zwischen Vitaliana und Dionysia in den Vordergrund: Vitaliana ist dem gleichen Stamm wie Dionysia entsprossen; "dafür sprechen nicht nur ihr europäisches Areal und die Blütenfarbe, sondern auch die weite und lange, gegen den Schlund etwas gebauchte Kronröhre, die Öffnungsweise der Kapsel und die Heterostylie, die sie weit von der Androsace-Verwandtschaft abrücken, während sie gleichzeitig durch ihre Sternhaare und Schlundschuppen noch die gemeinsame Wurzel der Androsacinae andeutet."

Nach den Tabellen I und II hat nun aber Vitaliana entschieden mehr Merkmale mit den Sektionen Aretia und Douglasia gemeinsam als mit Dionysia. Das gibt Anlaß jene Argumente zu sichten, die eine engere Verwandtschaft von Dionysia und Vitaliana nahelegen können:

Die sternhaarigen europäischen Androsace-Gruppen haben nicht nur ein Areal, das dem von Vitaliana benachbart ist, wie die kleinasiatischen Dionysien, sondern sind zum großen Teil in denselben Gebirgen heimisch. Gelbe Blütenfarbe ist bei Primuloideen ein abgeleitetes Merkmal, das nicht auf Dionysia und Vitaliana beschränkt ist, sondern auch bei anderen Androsace-Arten, freilich nicht bei europäischen vorkommt. Der Farbwechsel kann sogar zwischen nächstverwandten Arten erfolgen, wie das Paar A. mollis Hand.-Mazz.

A. handel-mazzettii Kress (vergl. unten) zeigt. Gelbfärbung des Schlundes ist bei Androsace weit verbreitet. Das sicherlich abgeleitete Merkmal verlängerter Kronröhren ist Vitaliana und Dionysia gemeinsam; doch weicht die Kronform der Vitaliana-Sippen von der der Dionysien erheblich ab: Bei Vitaliana sind Schlundschuppen angedeutet, wie sie die Androsace-Arten auszeichnen, Dionysia aber fehlen; das starke Längenwachstum betrifft bei Vitaliana anders als bei Dionysia nicht nur die Kronröhre sondern auch die Saumabschnitte. Verlängerte Kronröhren treten im übrigen auch bei Douglasien auf. In der Filamentlänge bestehen nach CONSTANCE (1938) nur geringe Unterschiede: die nach SCHWARZ (1963) bei Vitaliana (etwas!) größere Länge hängt vielleicht mit dem verstärkten Längenwachstum der Kronröhre zusammen. Die Zahl der Samenanlagen schwankt in der Gattung Androsace zwischen einer und vielen; Vitaliana kann also nicht weniger Samenanlagen als Androsace haben. Heterostylie verbindet Vitaliana mit Dionysia, aber noch mehr mit Douglasia: Bei Dionysia ist die Heterostylie mit ausgeprägter Heterantherie und Heteropalynie gekoppelt, die beide Vitaliana wie Douglasia fehlen. Die brakteenlosen Einzelblüten der Vitaliana-Sippen können ohne weiteres mit denen der Aretien verglichen werden. Bei Dionysia treten dagegen nach den sorgfältigen Untersuchungen von WENDELBO (1961 a) brakteenlose Einzelblüten nicht auf. Das oben abgerundete Blatt von Vitaliana obtusifolia Schwarz mag etwas an die Blätter abgeleiteter Dionysien erinnern, die oben spitzen Blätter der übrigen Vitaliana-Sippen gleichen denen der Aretien und Douglasien völlig. Da das Merkmalsgefälle in der Sektion Vitaliana bezüglich Wuchsform und Haarkleid dem der Sektion Aretia durchaus ähnelt, besteht die Möglichkeit einer parallelen Deutung: Die lockerwüchsige, armhaarige, ostalpine Vitaliana-Sippe könnte dann als primitiv, ihre Blattform als ursprünglich gelten.

Vitaliana ist also mit Aretia und Douglasia durch zahlreiche, den Dionysien fehlende Merkmale (Sternhaare, Schlundschuppen, Pollenkorntyp, Polyploidiegrad, Form der Narbe) verbunden, während umgekehrt kaum Eigenschaften angeführt werden können, die Vitaliana und Dionysia gemeinsam haben, dabei aber Aretia, Douglasia und Chamaejasme völlig fremd sind. Dementsprechend reihen FAVARGER (1958), WENDELBO (1961 b) und SPANOWSKY (1962) Vitaliana in die Verwandtschaft von Aretia und Douglasia ein. Die weni-

gen Übereinstimmungen zwischen Vitaliana und Dionysia werden besser auf parallele Entwicklung als auf direkte oder amphidiploide Abstammung zurückgeführt.

Gegenwärtig wird Vitaliana zumeist als selbständige Gattung verstanden. Ihre Eigenständigkeit gegenüber den anderen Gruppen der Verwandtschaft ist aber nicht groß. Von Samuelia, Aizoidium und Chamaejasme nimmt über "Andraspis", Douglasia, Dicranothrix und Aretia bis zu Vitaliana die Zahl der abgeleiteten Merkmale in kleinen Schritten zu. Einem Rat von Herrn Prof. Dr. Merxmüller - auch die nomenklatorischen Konsequenzen zu ziehen - folgend, stelle ich daher, wie kürzlich erst wieder WENDELBO (1961 b), Vitaliana zu Androsace. Die derzeit übliche Gruppierung trennt nahe Zusammengehöriges und vereinigt Entferntes.

Zusammenhänge zwischen europäischen und nordamerikanischen Androsace-Sektionen

Innerhalb der Primulaceen treten gewisse Merkmale ausschließlich oder bevorzugt in Europa und Nordamerika auf: bei den Primeln involute Knospenlage der Blätter, Polyploidie; bei den ausdauernden Androsace-Arten Sternhaare, Polyploidie, Hypopolyploidie, verlängerte Kronröhren, Heterostylie; bei den Cyclamen- bzw. Dodecatheon-Sippen die Blütenform. Diese Verhältnisse legen es nahe, unmittelbare phylogenetische Zusammenhänge zwischen europäischen und nordamerikanischen Sektionen zu vermuten. SCHWARZ (1963) faßt West-Eurasien und Nordamerika zu einem Komplex zusammen, der das Mannigfaltigkeitszentrum der Familie beheimatet und stellt diesem Ostasien gegenüber, dessen relativen Reichtum an Arten und Gattungen er als sekundär und eine Folge eiszeitlicher Dezimierung in Europa und Nordamerika bezeichnet.

Wenn es auch schwer fällt, durchgreifende Unterschiede zwischen den nordamerikanischen Parryi- und Cuneifolia-Primeln und den europäischen Auriculastren oder zwischen den nordamerikanischen Douglasien und den europäischen Dicranothrix-Arten zu finden, so sprechen doch wichtige Gründe gegen unmittelbare phylogenetische Zusammenhänge. Die genannten Gruppen sind auf Süd- und Mitteleuropa bzw. das westliche Nordamerika und das östlichste Sibirien beschränkt, fehlen aber in

Nordeuropa, im östlichen Nordamerika und fast ganz Asien. Ihre Areale sind durch riesige Disjunktionen getrennt, deren Überbrückung sehr große Schwierigkeiten bereitet. Dann bestehen zwischen den europäischen und amerikanischen Sippen trotz aller Ähnlichkeit faßbare Unterschiede, zwischen Cyclamen und Dodecatheon sogar sehr große. Schließlich deuten einige Gegebenheiten darauf hin, daß die Gattungen Primula und Androsace Europa von Osten, Nordamerika vom Westen her besiedelten. In der Primula-Sektion Auriculastrum sind die Arten mit der ursprünglichen Chromosomenzahl 2n = 66 mehr im Osten, die mit der abgeleiteten Zahl 2n = 62 mehr im Westen des Sektionsareals verbreitet (KRESS 1963). In der ostasiatisch-nordamerikanischen Sektion Cuneifolia ist die diploide Pr. nipponica Yatabe bezeichnenderweise in Japan heimisch, während die tetraploide Pr. suffrutescens Gray ein kalifornisches Areal hat (die dritte Art der Sektion, Pr. cuneifolia, deren Areal von Japan bis Alaska reicht, ist zytologisch noch nicht untersucht). Die nordamerikanische Sektion Parryi ist, soweit überprüft (66 %), durchweg tetraploid; sie schließt wie vermutlich auch Auriculastrum und Cuneifolia an die asiatische, fast ausschließlich diploide Sektion Crystallophlomis (=Nivales) an. Innerhalb der europäischen Aretia-Dicranothrix-Verwandtschaft ist die Entwicklungsrichtung nicht so eindeutig festzulegen wie bei den Auriculastren, doch konnte immerhin gezeigt werden (KRESS 1964), daß das vorliegende Merkmalsgefälle nicht ungünstig parallel zu dem der Auriculastren deutbar ist. Auf jeden Fall aber sind die primitivsten, den Primeln am nächsten stehenden Androsace-Arten, nämlich die der Sektion Samuelia in Südostasien heimisch. So ist also auch für Androsace s.l. eine von Asien ausgehende zentrifugale Entwicklung anzunehmen.

Progressive Isolierung als wichtiger Faktor bei der Bildung von Merkmalsgefällen

Wie bereits ausgeführt, treten bei den europäischen und nordamerikanischen Primula- und Androsace-Sektionen Merkmale auf, die im Verbreitungszentrum fehlen oder selten sind. Eigenschaften, die zumeist bedenkenlos als abgeleitet bezeichnet werden können. Ganz allgemein scheinen gegen den Rand der Gattungsareale oder gegen vorgeschobene Arealteile die fort-

schrittlichen Merkmale gegenüber den ursprünglichen häufiger zu werden. Das mag folgende Gründe haben.

Vorteilhafte, durch Mutation entstandene Eigenschaften und Merkmalskomplexe setzen sich in kleineren Populationen rascher durch als in großen. Bei sehr großen "Populationen" festgewurzelter entomogamer Pflanzen und damit relativ geringer "Diffusionsgeschwindigkeit der Gene" (der Transport erfolgt über Pollenkörner und Samen) ist zu erwarten, daß sich ein günstiger Typ nicht so rasch und gleichmäßig über das ganze Areal verteilt wie bei Populationen freibeweglicher Tiere; er sollte sich zudem am äußersten Rand des besiedelten Gebietes wegen der partiellen Isolierung rascher zu konzentrieren vermögen als im Zentrum. Besonders stark wirkt sich eine Auflösung in mehr oder weniger getrennte - kleinere - Teilpopulationen aus, da sich diese nach dem Ausmaß ihrer Isolierung selbständig weiterentwickeln.

Bei Pflanzenwanderungen sollten die Vermehrung der Individuenzahl - die ja immer vom Rand ausgeht - und die damit bei perennierenden Arten gegebene Verkürzung der Generationsdauer Auslese-begünstigend wirken. Wenn bei Wanderungen zudem die Arealfront vorrückt, erreicht der Gennachschub aus dem Inneren größerer Populationen den Rand nicht mehr - die Diffusionsgeschwindigkeit der Gene ist keine von der Wegstrecke unabhängige Konstante, sondern nimmt mit zunehmender Entfernung stark ab: Mit wachsender Wandergeschwindigkeit wird die randwirksame, die genetische Fortentwicklung an der Front beeinflussende Populationsgröße auf immer schmälere Randzonen beschränkt. Überdies werden Wanderungen nicht durchweg auf breiter Front erfolgen, sondern häufig über ökologische Brücken führen, auf denen der Erbträgertransport erneut stark gedrosselt, mit dem Abbruch der Brücken sogar unterbunden wird. So ergibt sich bei Pflanzenwanderungen durch das Nachhinken oder den völligen Ausfall des zentrifugalen Gennachschubs eine progressive Isolierung, der wohl große Bedeutung für die räumliche phylogenetische Differenzierung zugemessen werden darf. Die Chancen, die sich auf Wanderungen neuen Merkmalen bieten, hängen in ihrem Umfang nicht nur von der Beschaffenheit, sondern auch von der Länge der zurückzulegenden Wegstrecke ab. Das bedeutet im Mittel eine relative Zunahme abgeleiteter Sippen in zentrifugaler Richtung. Progression ist nicht eine Funktion der reinen Zeit, sondern unter anderem auch der (nicht über alle Zeiten konstanten) genetischen Disposition und der wechselnden klimatischen und geographischen Gegebenheiten mit ihren vielfältigen Einflüssen

auf Areal und Auslese.

Zur Nomenklatur

Androsace vitaliana (L.) Lap. var. sesleri (Buser ex Sünderm.) Kress, comb. nov.

Gregoria vitaliana (L.) Duby var. sesleri Buser ex Sündermann, Allgem. Bot. Zeitschr. 22: 58 - 59 (1916).

Vitaliana primuliflora var. alpina f. orientalis subf. tridentina Chiarugi, Nuov. Giorn. Bot. Ital. n. s. 37: 319 - 368 (1930).

Vitaliana primuliflora Bertol. ssp. primuliflora Schwarz, Feddes Rep. 67: 24 (1963).

Ich möchte den BUSER-SÜNDERMANNschen Namen nicht wie SCHWARZ (1963) als nomen nudum verwerfen. Die im Text gegebene Beschreibung ist zwar keineswegs musterhaft, läßt aber immerhin erkennen, was gemeint ist. Die Benennung var. alpina ist illegitim, da CHIARUGI (1930) durch sie gültige ältere Varietäten-Namen verdrängt hat. Um die typische Varietät kann es sich nicht handeln, da LINNE (Sp. pl., l. c.) die Art aus den Pyrenäen und Apenninen kannte, die var. sesleri aber in den Ostalpen endemisch ist.

Androsace handel-mazzettii Kress, nom. nov.

Androsace lutea Hand. -Mazz. Notes from the Royal Botanic Garden Edinburgh 15: 292 - 293 (1927) non A. lutea Lam. Fl. Franc. 2: 253 (1778).

Zusammenfassung

Von elf Sippen werden (neun neue) Chromosomenzahlen und weitere zytologische Daten mitgeteilt. Die untersuchten Samuelia- und Chamaejasme-Sippen sind "diploid" und haben 2n = 20 große Chromosomen. Ihnen stehen die sternhaarigen, kleinchromosomigen, (hypo-)polyploiden Androsace-Arten gegenüber, die in den Gruppen Aretia (x = 20), Dicranothrix (x = 19), Vitaliana (x = 20) und Douglasia (n = 19) zusammengefaßt werden. Dicranothrix ist mit Aretia viel näher

verwandt als mit Chamaejasme. Aretia umfaßt nur europäische Arten. Vitaliana gehört eindeutig in die Aretia-Verwandtschaft; ihr kommt nicht viel mehr Eigenständigkeit zu als etwa Dicranothrix. Androsace arctica und zweifellos auch ihre nicht untersuchten nächsten Verwandten sind Douglasia zuzurechnen. Douglasia wird als nordamerikanisch-nordostasiatische Parallelentwicklung zum europäischen Aretia-Dicranothrix-Vitaliana-Ast aufgefaßt. Die Merkmalsverteilung in der Gattung Androsace s.l. veranlaßt zu theoretischen Überlegungen: Merkmalsgefälle werden als Folge einer bei Pflanzenwanderungen wirksamen "progressiven Isolierung" verstanden.

Literatur

CHIARUGI, A.: Vitaliana primulaeflora Bertol. Studio cariologico, sistematica e fitogeografico. Nuov. Giorn. Bot. Ital. N. S., 37: 319 - 368 (1930).

CONSTANCE, L.: A revision of the genus Douglasia Lindl. The Americ. Midland Naturalist 19: 249 - 259 (1938).

ERDTMAN, G.: Pollen morphology and plant taxonomy - Angiosperms: Primulaceae, 337 - 339, Stockholm 1952.

FAVARGER, C.: Contribution à l'étude cytologique des genres Androsace et Gregoria. Veröffentl. Geobot. Inst. Rübel 33: 59 - 80 (1958).

- - Notes de caryologie alpine IV. Bull. Soc. Neuchatel Sc. Nat. 88: 5 - 60 (1965).

HANDEL-MAZZETTI, H.: A revision of the Chinese species of Androsace, with remarks on other Asiatic species. Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh 15: 259 - 298 (1925-1927).

HULTEN, E.: Flora of Alaska and Yukon VII: Douglasia, Lunds Universitets Arsskrift N. F. Avd. 2, Bd. 44, Nr. 1: 1283 (1946).

KNUTH, R. in A. Engler: Das Pflanzenreich IV, 237. Primulaceae (Douglasia, Androsace), Leipzig 1905.

KOCH, G. D. J.: Synopsis florae germanicae et helveticae; ed. III. Bd. 2: Androsace Sectio Androsace, 506, Leipzig 1857.

KRESS, A. : Zytotaxonomische Untersuchungen an den Primeln der Sektion Auricula Pax. Österr. Bot. Zeitschr. 110: 53 - 102 (1963).

- - Zytotaxonomische Untersuchungen an den Androsace-Sippen der Sektion Aretia (L.) Koch. Ber. Bayer. Bot. Ges. 36: 33 - 39 (1963).

LÜDI, W. in G. Hegi: Illustrierte Flora von Mitteleuropa V/3; 104. Fam. Primulaceae, 1715 - 1877 (1927).

MAYER, E. : Genusa Aretia L. in Androsace L. v. jugovzhodnih apneniskih alpah. Bioloski vestnik V: 18 - 31 (1956 - 1957).

RAUH, W. : Die Wuchsformen der Polsterpflanzen. Bot. Arch. 40: 289 - 462 (1940).

SCHÄPPI, H. : Untersuchungen über die Narben und Antherenstellung in den Blüten der Primulaceen. Arch. Jul. Klaus-Stiftg. 9: 133 - 236 (1934).

SCHISCHKIN, B. K. und E. G. BOBROW: Flora S. S. S. R. 18, Androsace: 217 - 242 (1952).

SCHWARZ, O. : Die Gattung Vitaliana Sesl. und ihre Stellung innerhalb der Primulaceen. Feddes Rep. 67 : 16 - 41 (1963).

SPANOWSKY, W. : Die Bedeutung der Pollenmorphologie für die Taxonomie der Primulaceae-Primuloideae. Feddes Rep. 65: 149 - 213 (1962).

STEBBINS, G. L. : Variation und evolution in plants. Columbia Biological Series Nr. 16. New York 1963.

SÜNDERMANN, F. : Aus verschiedenen Florengebieten. Beiträge, Bemerkungen und Notizen. Allgem. Bot. Zeitschr. 22: 57 - 63 (1916).

WENDELBO, P. : Studies in Primulaceae. I. A Monograph of the genus Dionysia. Arbok Universitetet Bergen, Mat. - Naturv. S. 1961/3.

- - Studies in Primulaceae. III. On the genera related to Primula with special reference to their pollen morphology. l. c. 1961/19.